Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Blüten

von

Leopold Ritter v. **Portheim.**

(Biologische Versuchsanstalt in Wien.)

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Textfigur und 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. November 1904.)

Bei manchen Pflanzen wird, nach den Untersuchungen von Sachs[1] und de Vries,[2] das Nicken der Blüten durch das Gewicht derselben hervorgerufen. Nach Frank[3] soll diese Krümmung bei vielen, vielleicht bei allen Blütenstielen durch positiven Geotropismus zustande kommen. Vöchting,[4] welcher für einige Pflanzen, wie z. B. *Galanthus nivalis, Helleborus* die Last der Blüten als Ursache der Abwärtskrümmung des Blütenstieles anerkennt, vertritt betreffs der Blütenstellung von *Viola odorata, Aquilegia vulgaris, Polygonatum multiflorum* die Ansicht, daß positiver Geotropismus die Ursache der Krümmung sei.

Wiesner[5] unterscheidet bei den durch das Blütengewicht hervorgerufenen Krümmungen zwischen toter und vitaler Last-

[1] Sachs J., Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865, p. 93.

[2] Vries de H., Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzenteile. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. I. Bd., 1874, H. 2, 1872, p. 229.

[3] Frank A. B., Beiträge zur Pflanzenphysiologie. I. Über die durch die Schwerkraft verursachten Bewegungen von Pflanzenteilen. 1868, p. 53, 86, 87.

[4] Vöchting H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn, 1882.

[5] Wiesner J., Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wissensch. in Wien. Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXI, 1902, Abt. I.

krümmung. Die Erstere äußert sich in der Weise, daß das durch die mechanische Wirkung der Last gekrümmte Organ in der so gegebenen Lage verbleibt, während bei der vitalen Lastkrümmung der Pflanzenteil auf die in der genannten Weise zustande gekommene Krümmung in bestimmter, wenn auch bei verschiedenen Organen in verschiedener Weise reagiert. Wiesner meint, daß man da, wo eine Last einen Pflanzenteil krümmt, nicht von Geotropismus sprechen könne, da letzterer stets unabhängig von einer Lastwirkung zur Geltung kommt. Hingegen hat Wiesner stets sorgfältig auf die etwaige Mitwirkung spontaner Nutationen Rücksicht genommen. Auf vitaler Lastkrümmung beruht nach Wiesner das Nicken der Blüten von *Forsythia viridissima, Symphytum tuberosum* und *Convallaria majalis.*

Fitting[1] ist in einem Referat über Wiesner's Untersuchungen der Ansicht, daß die Versuche, welche zu obigem Befunde führten, nicht einwandfrei seien; er spricht die Meinung aus, die Krümmung des Blütenstieles bei *Convallaria majalis* könne, sowie bei dem von Vöchting untersuchten *Polygonatum multiflorum* durch positiven Geotropismus verursacht sein.

Um mir Klarheit über diese Frage zu verschaffen, habe ich die Versuche Wiesner's mit Maiglöckchen wiederholt. Ich habe absichtlich Wiesner's Versuchspflanze verwendet und keine andere Pflanze aus der Verwandtschaft von *Convallaria,* da sich ja auch nahe verwandte Pflanzen bezüglich der Ursache des Nickens der Blüten nicht immer gleich verhalten müssen. Bei *Polygonatum multiflorum* konnte ich leider, da die Pflanzen zur Zeit der Inangriffnahme der Versuche schon sehr entwickelt waren, zu keinem klaren Resultat gelangen und werde ich die Beobachtungen im nächsten Frühjahr fortsetzen.

Convallaria majalis L.

Die Versuche wurden im Dunkeln und im Licht ausgeführt. Es wurden auch Pflanzen auf Klinostaten rotieren gelassen,

[1] Fitting H., Referat über Wiesner J.: Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Botanische Zeitung, 1903, Nr. 19, p. 279.

wodurch je nach der Lage der Drehungsachse und des Objektes Heliotropismus beziehungsweise Geotropismus ausgeschaltet wurde. Die Versuchsergebnisse waren in voller Übereinstimmung mit den von Wiesner erzielten Resultaten.

Infloreszenzachsen von *Cavallaria majalis* wurden im Licht und im Dunkeln horizontal gestellt. Die Blüten mit noch wachstumsfähigen Stielen nickten stets nach abwärts; es war gleichgültig, ob sich die Blüten auf der Ober- oder Unterseite befanden oder seitlich der Hauptachse inseriert waren.

Blütenachsen wurden invers, im Dunkeln ruhend oder im Licht um eine vertikale Achse rotierend, aufgestellt. In beiden Fällen waren die Blüten nach unten gerichtet, die Stiele meist gerade.

Da Fitting im Gegensatze zu Wiesner dieses Herabhängen der Blüten auf positiven Geotropismus zurückführen zu können glaubt, war es zur Entscheidung dieser Frage notwendig, eine Methode ausfindig zu machen, durch welche eine Unterscheidung der durch Geotropismus hervorgerufenen Wirkung von der durch das Gewicht des Pflanzenorganes verursachten ermöglicht wird. Als geeignet hiezu erwies sich die Verminderung des Blütengewichtes durch Kastration.

Zur Zeit des Aufbrechens der Knospen wurden die Staubgefäße und der Fruchtknoten vorsichtig mittelst Scalpels und Pinzette entfernt. Zur Kontrolle und um dem Einwande zu begegnen, daß der durch den operativen Eingriff verursachte Wundreiz das Resultat beeinflusse, wurde bei einigen Pflanzen bloß das Perigon von den Blüten entfernt, bei anderen durch zwei Einschnitte mit dem Scalpel, wobei die Blütenblätter und der Fruchtknoten getroffen wurden, die Blüten verletzt. Die Versuchspflanzen befanden sich im Dunkeln in aufrechter, ruhender Lage.

Bei den Pflanzen mit durch Zerschneiden verletzten Blüten und bei denen, wo die Blütenblätter abgelöst worden waren, nutierten die Blüten, doch war die Krümmung oft nicht so intensiv wie bei den Kontrollpflanzen. Es ist dies vielleicht darauf zurückzuführen, daß bei der Verletzung durch die hiebei unvermeidliche Beseitigung von Blütenteilen und durch das Vertrocknen des Fruchtknotens das Gewicht der Blüte etwas

verringert wurde. Fruchtknoten und Staubgefäße, welche des Schutzes der Perigonblätter entbehren, vertrocknen sehr schnell und scheinen sich auch im feuchten Raume nicht gut zu halten, so daß das Versuchsresultat hier nicht immer gleichmäßig ausfallen konnte.

Blüten, bei denen man den Fruchtknoten und die Staubgefäße entfernt hatte, standen meist aufrecht, ihre Stiele waren nicht gekrümmt. In den Fällen, in denen eine ganz schwache Krümmung unterhalb der Blüte zu beobachten war, ist dieselbe wohl durch das Gewicht der Blütenhülle verursacht.

Auf Tafel I (Fig. 1 bis 3) sind im Dunkeln, in aufrechter Lage gezogene *Convallaria majalis* abgebildet. Die Blüten der normalen Pflanze nicken alle (Fig. 1), die Stiele der drei obersten zerschnittenen Blüten des zweiten Blütenstandes (Fig. 2) sind auch gekrümmt, hingegen sind die Stiele der vier obersten kastrierten Blüten der dritten Infloreszenz (Fig. 3) gerade.

Zur Kontrolle dieser Resultate diente folgender Versuch: Die Blütentrauben von drei *Convallaria*-Pflanzen, deren Blütenstiele alle mehr oder minder gekrümmt waren, wurden invers aufgestellt, wodurch eine verschieden starke Krümmung der Stiele, bei manchen Geradstreckung erzielt wurde. Nun wurden die Blüten in der oben beschriebenen Weise behandelt und wieder in die umgekehrte Lage gebracht.

Die Blüten der normalen Pflanzen hingen alle herab, ebenso die der Pflanzen, bei denen eine Verletzung durch Zerschneiden stattgefunden hatte (Tafel I, Fig. 4). Anders verhielten sich die Blüten, aus denen Fruchtknoten und Staubgefäße entfernt worden waren; sie behielten die Lage, welche sie vor der Operation eingenommen hatten, bei. (Tafel I, Fig. 5.)

Da also weder bei diesem Versuche, noch bei den früheren Versuchen eine Abwärtskrümmung des Stieles der kastrierten Blüten zu beobachten war, was bei Betätigung von positivem Geotropismus hätte eintreten müssen, so ist der Schluß berechtigt, daß das Nicken der Blüten von *Convallaria majalis* nur auf die Wirkung der Blütenlast, hauptsächlich auf das Gewicht der Geschlechtsorgane zurückzuführen ist.

Im Nachfolgenden teile ich die Resultate mit, welche ich bei meinen Untersuchungen über die Stellung der Blüten bei *Lilium candidum* erzielt habe.

Lilium candidum L.

Die langen Blütenstiele von *Lilium candidum* schließen mit der Blütenstandsachse einen spitzen Winkel ein. Die Stiele der jungen Knospen sind erst gerade, krümmen sich dann, indem die Unterseite konvex wird und weisen später eine Konvexkrümmung der Oberseite auf. Inzwischen öffnen sich die Blüten; der Stiel ist nun größtenteils gerade, nur hie und da ist eine schwache Krümmung an demselben zu beobachten; unterhalb der Blüte ist er aber scharf nach außen eingebogen, wodurch die Blüte in eine horizontale oder schräg nach abwärts gerichtete Lage, welche bis zur Befruchtung festgehalten wird, gelangt. Während sich der Blütenstiel früher immer mehr von der Infloreszenzachse entfernt hatte, nähert er sich derselben nach der Befruchtung wieder; die Unterseite des Stieles zeigt nun ein stärkeres Wachstum und die Früchte erscheinen schließlich vertikal gestellt.

Zu den Versuchen wurden Topfpflanzen und abgeschnittene Blütenstände verwendet. Letztere wurden in mit Wasser oder mit feuchtem Sand gefüllten Gefäßen gezogen und hielten sich sehr gut, manchmal kam es an denselben zur Fruchtbildung. Die Krümmungserscheinungen waren aber hier nicht immer so deutlich zu sehen wie bei den ganzen Pflanzen.

Die Knospen-, Blüten- und Fruchtstiele von Pflanzen, welche bei einseitig einfallendem Licht um eine horizontale Achse in horizontaler Lage rotierten, zeigten Krümmungen, welche auf Grund der Versuchsanstellung nur als durch Epinastie hervorgerufen angesehen werden können. Die Bewegungen der Stiele, welche eine Konvexkrümmung der Unterseite derselben bei den normal kultivierten Pflanzen zur Folge hatten, waren hier nicht zu sehen; sie kamen durch negativen Geotropismus zustande, was bei den invers orientierten Blütenstandsachsen auch deutlich zu Tage trat.

Töpfe mit *Lilium candidum* wurden im Licht ruhend, invers aufgestellt. Der Blütenschaft war stark negativ geotropisch und

mußte, um ein Aufwärtskrümmen zu verhindern, an einem Stabe befestigt werden. Zuerst krümmten sich die ältesten Stiele, denen die jüngeren in akropetaler Richtung folgten, aufwärts. Oft wurde die Vertikale erreicht, manchmal trat durch Epinastie verstärkt eine Krümmung über die Vertikale auf. Mit dem Größerwerden der Blüten wurde der Stiel gesenkt; unter der Blüte krümmte sich derselbe scharf nach außen, wodurch die Blüte in dieselbe Lage, welche sie bei den aufrecht stehenden Pflanzen einnahm, gebracht wurde.

Auf einem Klinostaten umgekehrt angebrachte Pflanzen, welche um eine vertikale Achse gedreht wurden, zeigten dieselbe Erscheinung.

Die Frage nach der Ursache dieser letzterwähnten Krümmung, durch welche die Blüten stets in eine bestimmte Lage gebracht wurden, in der sie bis nach der Befruchtung verharrten, war nicht in der gleichen Weise wie bei *Convallaria majalis* zu lösen. Versuche, welche mit abgeschnittenen Blütenstandsachsen im Dunkeln angestellt wurden, wobei einige derselben mit unverletzten, einige mit zerschnittenen, andere mit kastrierten oder der Blumenblätter beraubten Blüten kultiviert wurden, ergaben alle eine Krümmung der Stiele, da wohl in allen Fällen das Gewicht der einzelnen Blütenteile ziemlich beträchtlich war. Zu einem Resultate führte erst der Vergleich der Lichtpflanzen mit Pflanzen, welche im Dunkeln ruhend oder im Licht am Klinostaten gezogen wurden.

Topfpflanzen rotierten am Klinostaten in der Weise, daß eine einseitige, heliotropische oder geotropische Einwirkung ausgeschaltet war. Auf Tafel II ist eine solche Lilie abgebildet.

Der Stiel der untersten Knospe war, wenn dieselbe während des Rotierens nach unten zu liegen kam, stark gekrümmt und schloß mit der Infloreszenzachse einen spitzen Winkel ein. (Tafel II, Fig. 6.) Wurde die Pflanze um 180° gedreht, wodurch sich die beobachtete Knospe nun oben befand, so war der Stiel nicht mehr so stark gekrümmt wie bei der früheren Lage, der Winkel mit der Hauptachse war schärfer. (Tafel II, Fig. 7.) Die stärkere Krümmung im ersten Falle kann nur durch das Gewicht der Knospe zustande gekommen sein.

Im Dunkeln wiesen die Stiele der invers aufgestellten Infloreszenzen meist nur eine ganz schwache Krümmung auf, manchmal krümmten sie sich wohl aufwärts, kamen aber schließlich nur in eine schräge Lage. Die Biegung unter der Blüte war entweder gar nicht vorhanden, oder nur schwach angedeutet. Bei horizontal gelegten Lilien krümmten sich die Stiele zuerst negativ geotropisch, senkten sich aber dann und die Knospen, respektive Blüten nickten nach abwärts. Wurden die Knospen oder Blüten von dem herabhängenden Stiele abgeschnitten, so richtete sich derselbe wieder auf. (Fig. 8.)

Im Dunkeln war bei den aufrecht stehenden Pflanzen von *Lilium candidum* der Winkel, den die Blütenstiele mit der Hauptachse bildeten, nicht so spitz, wie bei den Pflanzen im Licht. Die Stiele waren stark gekrümmt. Diese Krümmung wurde, wenn man die horizontal oder aufrecht stehenden Infloreszenzen in eine Lage brachte, in der die konkave Seite nach oben gerichtet war, alsbald beinahe aufgehoben oder ging wenigstens stark zurück. Die Krümmung unter den Blüten war bei den normal stehenden Lilien nur schwach, manchmal überhaupt nicht zu sehen. Wurde bei diesen Pflanzen dem gekrümmten Blütenstiele die Blüte abgenommen, so richtete sich derselbe auf.

Bei den Dunkelpflanzen, deren Blütenstiele länger und schwächer als die der Lichtpflanzen waren, zeigte es sich deutlich, daß der Stiel durch die Last der Knospe oder Blüte gekrümmt wird. Die Krümmung unter der Blüte war bei den im Dunkeln gezogenen Pflanzen, deren Blütenstiele biegungsfähiger waren als die der im Licht kultivierten Lilien, nur schwach oder gar nicht zu beobachten. Die Wirkung des Blütengewichtes äußerte sich hier nicht, wie bei den Pflanzen im Licht, in der Biegung an einer bestimmten Stelle, sondern kam in der Krümmung des ganzen Stieles zur Geltung.

Ob die Aufrichtung der Fruchtstiele durch negativen Geotropismus allein verursacht wird, oder ob auch noch andere Kräfte dabei beteiligt sind, wurde nicht näher geprüft.

Die Lage der Blüten von *Lilium candidum* kommt durch Epinastie, negativen Geotropismus und vitale Lastkrümmung zustande.

Herr Hofrat Wiesner hat mannigfache Versuche angestellt, um zu prüfen, inwieweit Epinastie bei der Richtung der Blüten beteiligt sei. Einige Beobachtungen sind bereits ver-

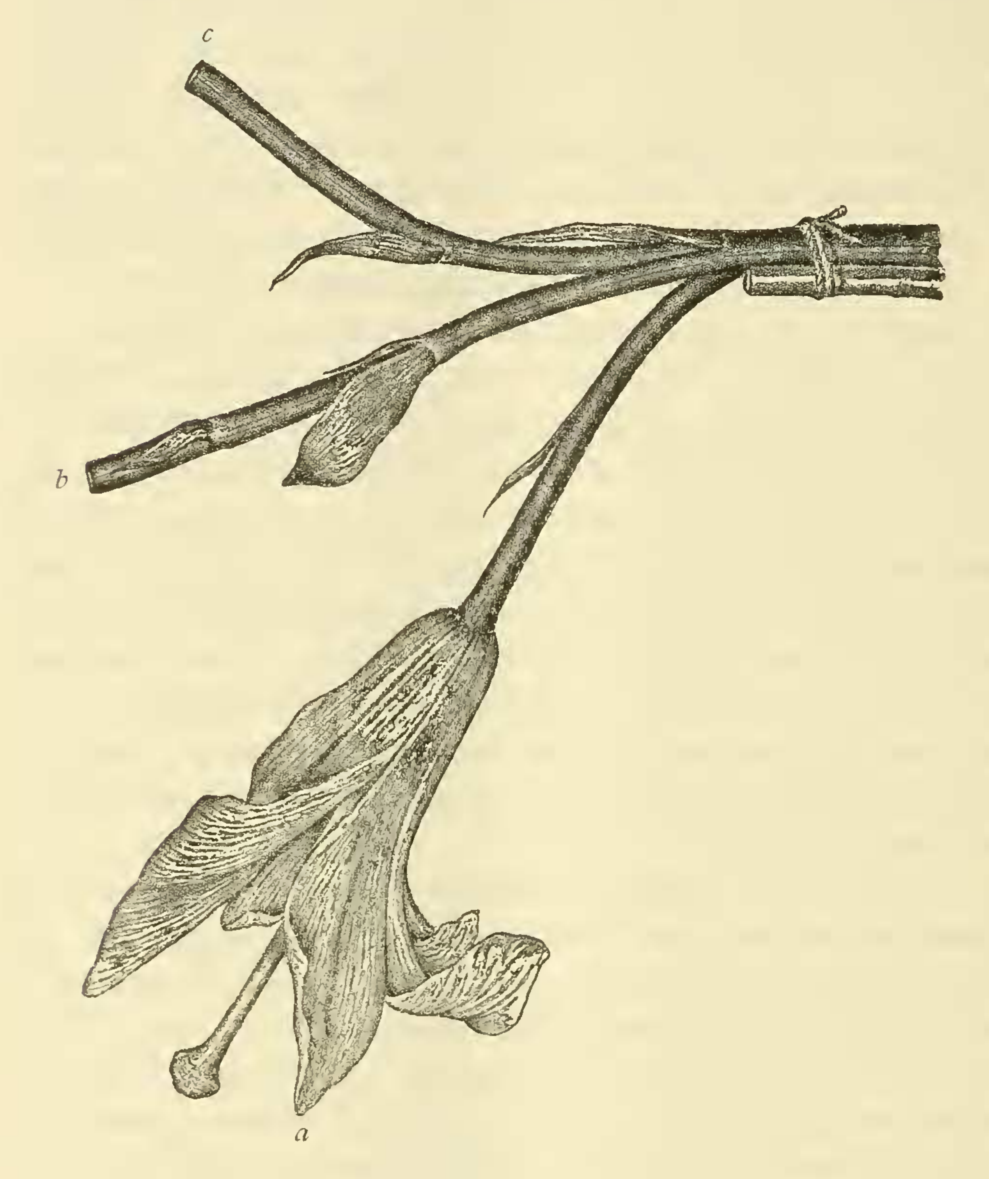


Fig. 8. Alle drei Stiele waren nach abwärts gerichtet.

a) Die Blüte hängt herab;
b) die Blüte wurde abgeschnitten, der Stiel richtet sich auf;
c) die Knospe wurde abgeschnitten, der Stiel ist nach aufwärts gekrümmt.

öffentlicht.[1] Andere noch nicht veröffentlichte, auf *Erica hiemalis* Hort. bezügliche Daten und Abbildungen hat mir Herr Hofrat Wiesner freundlichst zur Verfügung gestellt.

---

[1] Wiesner, J., l. c.

Ich bringe dieselben im Anschluß an meine obigen Mitteilungen vor. Diese Beobachtungen sind deshalb von besonderem Interesse, weil sie lehren, daß ein Nicken der Blüten auch unabhängig von äußeren Richtkräften zustande kommen kann.

Erica hiemalis Hort.

Die Versuche wurden im Jänner und Februar dieses Jahres im Gewächshause des pflanzenphysiologischen Institutes unternommen.

Die Pflanzen rotierten aufrecht am Klinostaten um eine vertikale Achse. Die Blütensprosse bildeten vor der Knospenentfaltung, in welchem Stadium sie eine Länge von 0·5 bis 1 *cm* erreichten, mit der Hauptachse einen Winkel von 10 bis 20°, während die obersten und untersten blütenlosen Sprosse weniger abstehend waren. Die blütentragenden Sprosse sind stets relativ stark gekrümmt, während die Sprosse, welche keine Blüten besitzen, nicht oder nur schwach gekrümmt sind.

Die Last der großen Corolle hat auf die Richtung der Blüten keinen oder nur einen geringen Einfluß, wie die Versuche mit aufrecht oder umgekehrt aufgestellten und horizontal orientierten Sprossen lehrten.

Ein Stock der Versuchspflanze wurde in horizontaler Lage ruhend aufgestellt. In diesem Falle zeigten die Blütensprosse der Oberseite dieselbe Krümmung wie die der Unterseite.

Es geht aus diesen Untersuchungen hervor, daß die blütentragenden Sprosse von *Erica hiemalis* während der Blütenentfaltung in erster Linie epinastisch sind und Lastwirkung nicht oder nur in untergeordnetem Maße erweislich ist.

Aus den photographischen Abbildungen (Tafel III, Fig. 9, 10, 11) ist das Verhalten der Blütensprosse von *Erica hiemalis* bei aufrechter, inverser und horizontaler Lage der Zweige zu ersehen.

Zusammenfassung.

1. Das Nicken der Blüten von *Convallaria majalis* kommt durch die Blütenlast zustande, beruht also nicht auf positivem Geotropismus.

2. Die Lage der Blüten von *Lilium candidum* wird durch Epinastie, negativen Geotropismus und vitale Lastkrümmung bestimmt.

3. Die Blüten tragenden Sprosse von *Erica hiemalis* sind, nach Wiesner's Untersuchungen, während der Blütenentfaltung epinastisch. Die Last der Blüten hat auf die Richtung derselben keinen oder nur einen geringen Einfluß.

Die dieser Abhandlung beigegebenen photographischen Abbildungen wurden von Herrn Assistenten Dr. Alois Jenčič, dem ich hiefür bestens danke, aufgenommen.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Im Dunkeln in aufrechter Lage gezogene *Convallaria majalis.*

Fig. 1. Normale Pflanze: Alle Blüten nicken.

Fig. 2. Die drei obersten Blüten zerschnitten: Die Stiele dieser Blüten sind gekrümmt.

Fig. 3. Die vier obersten Blüten kastriert: Die Stiele sind gerade.

Im Dunkeln in inverser Lage gezogene *Convallaria majalis.*

Fig 4. Die jüngste Blüte unverletzt, die vier nächsten zerschnitten, die sechste Blüte unverletzt: Alle Blüten hängen herab.

Fig. 5. Die drei jüngsten Blüten kastriert, eine Blüte unverletzt: Die jüngste Blüte hängt herab, der Stiel der zweiten ist schräg gestellt, der Stiel der dritten ist gekrümmt. Die unverletzte Blüte herabhängend.

Tafel II.

Lilium candidum in horizontaler Lage um eine horizontale Achse rotierend.

Fig. 6. Der Stiel der untersten Knospe ist stark gekrümmt und schließt mit der Infloreszenzachse einen spitzen Winkel ein.

Fig. 7. Die Pflanze wurde um 180° gedreht, die beobachtete Knospe befindet sich nun oben. Der Stiel ist nicht so stark gekrümmt, wie bei Fig. 6, der Winkel mit der Hauptachse ist schärfer.

Tafel III.

Erica hiemalis.

Fig. 9. Umgekehrt aufgestellte Pflanze.

Fig. 10. In aufrechter Stellung kultivierte Pflanze.

Fig. 11. Horizontal orientierter Sproß.

In allen Fällen ist die epinastische Krümmung ersichtlich.